

Utazás a közösségi ökológia forrásvidékére – SZELENYI GUSZTÁV agrozoocönológiája és a BALOGH–SZELENYI-vita¹

MARKÓ VIKTOR

Budapesti Corvinus Egyetem, Rovartani Tanszék, 1118 Budapest, Ménesi út 44.
E-mail: viktor.marko@uni-corvinus.hu

„Egy működő elmélet alapvető próbája az, hogy milyen mértékben képes körültekintő és mélyreható kutatásokat ösztönözni.” (HENRY C. COWLES)²

Összefoglalás. BALOGH JÁNOS és SZELENYI GUSZTÁV zoocönológiai vitája a hazai ökológia történetének jelentős eseménye. A tanulmányban áttekintem a közösségi ökológia születését Magyarországon, főbb irányzatait az 1950-es években, és a BALOGH–SZELENYI-vitát. Bemutatom, hogy a vegetációkutatás, a fitocönológia és az állategyüttesekkel foglalkozó közösségi ökológia 20. század első felében kialakult fontosabb modelljei hogyan vezettek BALOGH és SZELENYI zoocönológiai elképzeléseihez. BALOGH JÁNOS az észak-európai fitocönológiai iskola nyomdokain dolgozta ki koncepcióját, míg SZELENYI GUSZTÁV CHARLES ELTON modelljét fejlesztette tovább úgy, hogy a fajok trofikus specializációja alapján a táplálékhálón belül kisebb egységeket különített el. A tanulmány második felében sorra veszem, hogy milyen szemléleti keretek között értelmezhetők a közösségi ökológia korai koncepciói, és hogy BALOGH és SZELENYI elképzelései hogyan illeszthetők ezek közé a keretek közé. Végül röviden kitérek arra, hogy BALOGH és SZELENYI állategyüttesek elemzésére és osztályozására tett kísérletei mennyire relevánsak a mai ökológia számára.

Kulcsszavak: SZELENYI GUSZTÁV, BALOGH JÁNOS, zoocönológia, szünmorfológia, közösségi ökológia története

Bevezetés

Kevés állatfajról tudunk annyit, mint a kártevőkről. A növényvédelmi állattannal foglalkozó átfogó munkák sokszor grandiózus terjedelemben tárgyalják a haszonnövényekhez kötődő fitofág fajok életmódját. Bár a kutatások jelentős része csupán néhány tucat kártevő-fajra irányul, mégis populációbiológiájukról, egyedszámuk szabályozásáról tudományos folyóiratok lapjain sok ezer publikáció jelent meg. A „Google Tudós” kereső az „insect” és „pest management” vagy „plant protection” kifejezések együttes előfordulását – az átfedéseket kiszűrve – 356 000 publikációban jelzi. Ha ezekhez hozzátesszük az

¹ Jelen dolgozat a szerző SZELENYI GUSZTÁV (2015): *Az agrozoocönológia alapvonalai* című munkájához írt kiegészítő tanulmányának (MARKÓ 2015) kismértékben módosított változata.

² COWLES, H. C. (1909): The trend of ecological philosophy. *The American Naturalist* 43: 356–368.

„ecology” kifejezést, akkor még mindig 143 300 publikációt kapunk. Már a gazdasági rovarvartan úttörői – például SAJÓ KÁROLY vagy STEPHEN FORBES – is nagy mennyiségű ökológiai megfigyelést hagytak az utókorra. Méltán lehet büszke a növényvédelmi állattan erre a főként az elmúlt 120 évben felhalmozott hatalmas empirikus ismeretanyagra.

Az állatközösségekkel foglalkozó ökológusok a 20. század második harmadában dolgozták ki a zoocönológia első fogalmi modelljeit. A teoretikus megközelítések annak a lehetőségét kínálták, hogy a meglévő, már akkor is jelentős ismeretanyagnak és az újabb kutatásoknak szemléleti keretet adnak, és hogy modellek segítségével megérthető lesz az állatközösségek szerkezete és működése, jósolhatók lesznek jövőbeli állapotaik. Ezek a modellek különösen fontosak az alkalmazott zoológia számára, minthogy ambiciózus céljai nemcsak az állategyüttesek megismerésére, hanem azok gazdasági célú szabályozására, azaz az állategyüttesek folyamataiba történő beavatkozásra irányulnak.³

SZELÉNYI GUSZTÁV fő művében, az 1956-ban írt *Az agrozoocönológia alapvonalaiban* az állatközösségek fogalmi modelljét dolgozta ki. Munkája a közösségi ökológia kimagasló teljesítménye. A következőkben a 20. század elejétől, a közösségi ökológia születésétől mutatom be annak főbb irányzatait, azokat az elméleteket, amik egymásra épülve, vagy éppen egymással szemben megfogalmazva, hol a szellemi tér távoli pontjairól közvetve, hol a szűkebb szakterület közelségéből, közvetlenül hatva vezettek a SZELÉNYI-féle zoocönológiához.

A tudománytörténeti munkák maguk is konstrukciók. Valamilyen elv szerint rendezik el ismeretanyagukat, néhány tudományos művet és életművet kiemelve, másokat, a döntő többséget pedig az ezekkel fémjelzett kutatási hagyományokba sorolva. A következőkben kiemelt művek – és ez SZELÉNYI munkájára ugyanúgy érvényes, mint a bemutatott többi koncepcióra – jelentősek és sajátosak, ugyanakkor inkább csomópontjai a tudományos örökségnek és koruk tudományának, mint elkülönült zárványai. A közösségi ökológia fejlődését nem tekinthetjük lineárisnak, egy vonal mentén haladónak és kontinuusnak. Különböző megközelítések élnek párhuzamosan, melyek tudományos iskolákba rendeződhetnek, fejlődhetnek, eltűnhetnek és módosult formában újra megjelenhetnek. SZELÉNYI GUSZTÁV 1956-ban BALOGH JÁNOS 1953-ban megjelent zoocönológiai elképzeléseivel szemben artikulálta modelljét. Mindkét koncepció ezernyi szállal kapcsolódott a közösségi ökológia 20. század elejéig visszanyúló törekvéseihez.⁴

Az ökológia mint önálló tudomány („tudományos természetrajz”, ELTON 1927) kialakulása, bár az ökológia témakörébe tartozó biológiai megfigyelések már korábban is nagy számban születtek, csak a 19. század végére tehető. A különböző részterületek egymástól független fejlődése, a kutatások rendkívül heterogén tárgya, a vizsgálandó kérdések kijelölésében és az alkalmazott kutatási módszerekben mutatkozó sokszínűség egy polimorf tudomány képét mutatják (MCINTOSH 1985, GRAHAM & DAYTON 2002). A különböző szintéziskísérletek ellenére a fizikában megfigyelhető, nagyobb tudományterületet átfogó, KUHN-i (1984) értelemben vett paradigmák az ökológiában nem jöttek létre

³ Az állategyütteseket már a kezdetektől gyakran gazdasági céllal vizsgálták. Például KARL MÖBIUS (1877) osztrigatelepeken végzett megfigyeléseit, amik a biocönózis kifejezés megalkotásához vezettek, a poroszországi mezőgazdasági minisztérium megbízásából végezte (NYHART 2009).

⁴ SZELÉNYI GUSZTÁV (1904–1982) és BALOGH JÁNOS (1913–2002) a 20. század első évtizedeiben induló közösségi ökológusoknak nem csak követői, de fiatalabb pályatársai voltak.

(ROUGHGARDEN 2009, WIEGLEB 2011). A közösségi ökológián belül a növényökológia és a vízi ökológia egymástól jelentős mértékben függetlenül fejlődött, míg az állatökológia ezeket követve, majd harminc év késéssel, csak a 20. század második harmadában vált érett diszciplínává (JAX 2011). A különböző kutatási megközelítések, gyakran felhasználva rokon kutatási területek eredményeit, először a növényökológiában kristályosodtak irányzatokká. A vegetáció kutatása során kidolgozott modellek pedig már nemcsak a növény-, de az állategyüttesek szemléletét is jelentős mértékben meghatározták.

A vegetáció kutatásának irányzatai

A 20. század első felében a vegetációkutatáson belül három irányzat különült el, bár számos kortárs koncepció inkább ezen pólusok között helyezhető el (WHITTAKER 1962, 1978, MCINTOSH 1985).

Amerikában a növényközösségek kialakulását, a szukcessziót tekintették a vegetációkutatás központi kérdésének.⁵ FREDERIC CLEMENTS (1905, 1916) OSCAR DRUDE (1890) nyomdokain haladva alkotta meg a növénytársulások holisztikus, dinamikus modelljét (MCINTOSH 1985, WORSTER 1994). Eszerint a különböző növényfajok vegetációs egységekbe, együttesekbe (*formációkba, asszociációkba*) szerveződnek. Ezek az együttesek az ontogenezis során megfigyeltekhez hasonló, jól elkülönülő szukcessziós stádiumokat képviselnek, melyek irányított fejlődésük során klimaxtársulássá alakulnak. A szukcesszió során a növényegyüttes és fizikai környezete kölcsönösen hatnak egymásra. A korábban betelepülő növényfajok megváltoztatják környezetüket, ami fokozatosan kedvezőtlené válik számukra. Ezzel megnyílik az út új fajok betelepülése, a szukcesszió következő, diszkrét fázisának a kialakulása előtt (FEKETE 1985). Az állategyüttesek akadályozzák a szukcessziót, egyben segítik a köztes növényközösségek ideiglenes fennmaradását (MCINTOSH 1985). Minden klimatikus régióban sajátos, arra a régióra jellemző klimax társulás alakul ki („monoklimax-elmélet”). Ennek megfelelően a vegetációfejlődés determinisztikus: egy régióban, különböző együttesekből kiindulva, a szukcesszió kötött szekvenciák szerint haladva, mindig ugyanabba a klimax társulásba konvergál. Összességében, minthogy az asszociációk térben jól elkülönülő egységek, sajátos összetétellel bírnak, fejlődési stádiumokon keresztül alakulnak ki, képesek regenerálódni, és homeosztázis jellemzi őket, CLEMENTS a növényközösségeket konkrét entitásoknak, *superorganizmusoknak* tekintette. Amerikában és Nagy-Britanniában a superorganizmus-elmélet már CLEMENTS életében a növényközösségek kizárólagosan elfogadott modelljévé vált, és egészen az 1950-es évekig az is maradt, bár sok kutató az elmélet valamilyen kevésbé szélsőséges változatát képviselte (TANSLEY 1935, FEKETE 1985, MCINTOSH 1985, WORSTER 1994, BARBOUR 1996).

HENRY GLEASON (1917, 1926) CLEMENTS superorganizmus-elméletével szemben, részben EUGENIUS WARMING (1895)⁶ koncepcióiból kiindulva dolgozta ki individualista modelljét. WARMING szerint a növénytársulások nem statikusak, nincsenek egyensúlyban,

⁵ Az Egyesült Államokban a 19. század végén, a 20. század elején épült ki a tudományos intézmények rendszere, így az ökológia, mint új, „korszerű” tudomány könnyen törhetett utat magának a tudományos életben.

⁶ WARMING (1895) összefoglaló művének meghatározó szerepe volt a modern növényökológia kialakulásában. Elképzelései más-más módon, de minden kortárs ökológusra hatottak.

minthogy bármiféle egyensúlyt lehetetlenné tesz a fizikai környezet folyamatos változása, a kórokozók, fitofág állatok és az interspecifikus kompetíció korlátozó hatása (MCINTOSH 1985). Gleason modelljében a növényközösségek a növényfajok sajátos (*individuális*) ökológiai igényeiknek, a populációk véletlenszerű diszperziójának és a rendelkezésre álló abiotikus és biotikus környezet adottságainak összjátékaként alakulnak ki (MCINTOSH 1985). Az edafikus tényezők jelentősége nagyobb, mint az éghajlaté, és minthogy egyik sem képez jól elkülönülő egységeket, a vegetációt is inkább a folyamatos átmenetek és a mozaikos szerkezet jellemzik. Két kvadrát növényzete sohasem egyforma, és bár a hasonló környezeti igényekkel bíró növényfajok nagyobb valószínűséggel fordulnak elő együtt, pontosan sohasem jósolható meg, hogy egy adott területen milyen közösség jön létre. Ennek megfelelően GLEASON redukcionista modellje szerint a növényközösségek csupán absztrakt entitások (MCINTOSH 1985, NICOLSON et al. 2002). GLEASON koncepcióját egészen 1947-ig ignorálták vagy elutasították. Ekkor viszont több, az „*Ecological Monographs*”-ban megjelent publikáció is rehabilitálta nézeteit, amik az angol nyelvterületen a szuperorganizmus-moddal szemben egyre elfogadottabbak lettek (MCINTOSH 1985, BARBOUR 1996, NICOLSON et al. 2002).

A vegetációkutatás harmadik, markánsan elkülönülő pólusa Európában alakult ki. Az európai növényzociológia (*fitocönológia*) a jelentős természetrajzi–florisztikai hagyományra alapozva, az amerikai vegetációtantól szinte teljesen függetlenül fejlődött. A különböző európai iskolák a növényegyütteseket nem a vegetáció dinamikus jelenségei felől, hanem deskriptív megközelítéssel és különböző vegetációegységek hierarchikus osztályozásával vizsgálták (*szüntaxonómia*). Ebben az értelemben a klasszikus fitocönológia statikus, és a növényföldrajzhoz áll közel. Európában a 19. század végétől országonként, de gyakran kutatóműhelyenként is különálló, párhuzamosan fejlődő, egymással polemizáló fitocönológiai iskolák jöttek létre. Nyugat- és Közép-Európában markánsan az északi és a zürich–montpellier-i iskolák különültek el, és csak az 1930-as évek második felétől alakult ki többé-kevésbé egységes fitocönológiai szemlélet.

Észak-Európában a vegetáció fajszerű, viszonylag homogén, és vertikális szintjei jól elkülönülnek. Ezzel összhangban az északi fitocönológiai hagyományt kezdetben a minimál areán, a fiziognómiai szerkezeten és a konstans fajokon alapuló megközelítés jellemezte. Később az osztályozás a vertikális szintenként meghatározott domináns fajok alapján történt. DU RIETZ (1921, 1936) elképzelése szerint a vegetáció alapegységei a szociációk, amik homogén fajösszetételük és a vertikális szintjeiket jellemző konstans–domináns fajok alapján különülnek el egymástól (DU RIETZ 1936). Az északi iskola a növényközösségeket világosan definiált, élesen elhatárolódó természetes egységeknek tekintette, és analitikus, kvantitatív megközelítésre törekedett (TRASS & MALMER 1980, FEKETE, 1995).

Közép-Európában a vegetáció heterogenitása nem tette lehetővé az északi iskola módszereinek alkalmazását, ezért itt csak egy holisztikusabb megközelítés lehetett sikeres. A zürich–montpellier-i iskola által kialakított metodika szerint a vegetáció alapegységei az asszociációk, amik a legfelső vegetációs szinten domináns (*társulásalkotó*) faj, valamint az asszociáció indikátoraként felfogható társuláshű (*karakter*) és megkülönböztető (*differenciális*) fajok segítségével különíthetők el egymástól (BRAUN-BLANQUET 1921, 1951, WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1978). A zürich–montpellier-i iskola megközelítése az északi iskoláénál kevésbé analitikus és teoretikus, viszont segítségével megvalósítható a flóra leírása, osztályozása és térképen történő ábrázolása (FEKETE 1995, BORHIDI 2003).

Állatközösségek kutatása

A növényközösségek reprezentációjának fenti három irányzatával megfeleltethetők az állatközösségekkel foglalkozó kortárs irányzatok. Ezek részben megelőlegezték, gyakran követték a vegetációkutatás inkább elméletekbe foglalt koncepcióit (RENKONEN 1949). Mindemellett számos vonatkozásban új, sajátosan az állatökológiára jellemző koncepciók is születtek.

A holisztikus megközelítés nem állt távol a korai állatökológusoktól. CLEMENTS munkásságát megelőzték KARL MÖBIUS (1877), KARL SEMPER (1881) és STEPHEN FORBES (1887) munkái, melyek az élőlényközösségeket *biocönózisoknak* (MÖBIUS) tekintették, melyeket a fajok kölcsönhatásai, valamint a forrásellátottság és a fajok szükségleteinek egyensúlya (*gazdasági egyensúly*, FORBES) jellemez. A 20. század első évtizedeiben kevés kvantitatív vizsgálat foglalkozott állategyüttesekkel, a kutatások inkább a populációk szintjén maradtak, vagy azok elemi kölcsönhatásait vizsgálták (MCINTOSH 1985). Ugyanakkor általánosan elfogadott nézet volt, hogy az állatközösségben a populációk szoros kölcsönhatásban állnak, valamint hogy mind a közösséget, mind az azt alkotó populációk egyedszámát függvényekkel leírható, dinamikus egyensúly jellemzi (HOWARD & FISKE 1911, SHELFORD 1913, LOTKA 1925, KARZINKIN 1926–1927, FRIEDERICH 1930, ALEE 1931, NICHOLSON & BAILEY 1935, ALLEE et al. 1949). CLEMENTS és VICTOR SHELFORD (1939) a növény- és állatközösségeket rendszerbe kapcsoló, egyesített „bioökológiát” dolgoztak ki. Nézeteik Amerikában széles körben elfogadottak voltak, bár túl sok hasonló szemléletű kutatást nem generáltak (MCINTOSH 1985).

Az első ismert tudományos igényű táplálékhálózatot viszonylag későn, 1912-ben készítették a gyapotormányos (*Anthonomus grandis*) természetes ellenségeiről (PIERCE et al. 1912), azonban az elkövetkező években sorra születtek hasonló jellegű munkák főként a vízi ökológiában, de a közösségi ökológia más területein is (PETERSEN 1918, HARDY 1924). Végül CHARLES ELTON (1927) *Animal Ecology* című könyvében szintetizálta az addig összegyűlt ismereteket a táplálékhálózatokkal (ELTONnál *táplálékciklus*), a fajok azokban betöltött szerepével (*niche*⁷), a testméret jelentőségével a táplálékhálózatban, illetve a különböző trofikus szintek mennyiségi viszonyaival (*számpiramis*) kapcsolatban. ELTON szerint a különböző élőlényközösségek faji összetétele jelentősen különbözhet, de alapszerkezetük, ami a táplálékláncokban mutatkozik meg, állandó. A niche tehát táplálkozási szintekhez köthető absztrakt kategória, azt fejezi ki, hogy az adott faj „mit tesz, és nem azt, hogy hogyan néz ki” (ELTON 1927).⁸ A közösségek anyag- és energiaforgalma a táplálkozási láncokban történik. Ennek megfelelően a táplálékláncoknak a növények, míg az állatközösségeknek a fitofág állatok az alappillérei (ELTON 1927). A táplálékláncok együttesen táplálékciklust alkotnak. A táplálékciklusban minden faj egyedszámának változása egyben megváltoztatja a többi faj környezetét, és eközben a direkt kölcsönhatások mellett indirekt

⁷ ELTON a niche-t egy faj táplálékláncban betöltött funkcionális szerepeként értelmezi, szemben JOSEPH GRINNELL (1917) niche-fogalmával, ami egy adott faj, adott élőhelyen való előfordulását meghatározó abiotikus és biotikus tényezőket foglalja egy kategóriába (CHASE & LEIBOLD 2003). ELTONnál az abiotikus tényezők szerepe az élőlényegyüttesek kialakításában tehát háttérbe szorult.

⁸ „Amikor egy ökológus azt mondja, »ott megy egy borz«, határozott elképzelésének kell lennie arról, hogy mi az állat helye abban a közösségben, amihez tartozik, ugyanúgy, mintha azt mondta volna, hogy »ott megy egy lel-kész«.” (ELTON 1927.)

kölcsönhatások is felléphetnek. Az állategyüttesek, minthogy mind az abiotikus tényezők, mind a táplálékláncban található fajok egyedszámai folyamatosan változnak, nincsenek egyensúlyban (ELTON 1927, lásd még ELTON 1930). Ennek megfelelően a természet egyensúlyát az ember sem zavarhatja meg. ELTON könyve mintegy szemléleti keretet adott az állatközösségek vizsgálatához, amibe jól illeszkedtek a populációk szabályozásával foglalkozó kutatások eredményei (SOLOMON 1949). Munkája jelentős mértékben ösztönözte a további kutatásokat,⁹ egyben utat nyitott egy új diszciplinának, a produkciobiológiának. Különösen az 1950-es évektől születtek nagyobb számban állatközösségekkel foglalkozó, jelentős részben teoretikus munkák.

GLEASON hatása az állategyüttesek kutatására később érvényesült, bár egyes kortárs tengeri ökológusok (STEPHEN 1933) vagy talajzoológusok (COLE 1946) sem figyeltek meg szoros kapcsolatot az együtteseket alkotó populációk között, és hozzá hasonló következtetésre jutottak. WHITTAKER (1952) különböző növénytársulásokban, lombosatlakó rovarfajok esetén mutatta ki, hogy egyedszámaik egymástól függetlenül alakulnak. BODENHEIMER (1958) szerint az állategyüttesekben ugyan vannak kölcsönhatások, de alapvetően nem ezek, hanem az egyes fajok igényei határozzák meg azok előfordulását. A redukcionizmus, ha nem is a GLEASON-i radikális formában, az állategyüttesek szemléletében is teret nyert. Az állatközösséget a CLEMENTS-i értelemben vett szuperorganizmus helyett egyre inkább egy empirikus és statisztikai szempontból praktikus megközelítésnek tartották, aminek segítségével jobban elemezhetők a különböző élőhelyeken begyűjtött minták (BODENHEIMER 1958). Ennek megfelelően a közösséget a valóságban nem létező, csupán absztrakt fogalomnak tekintették (PEUS 1954). Az 1970-es években felerősödő „új redukcionizmus” a fajok és a környezet egyedi tulajdonságait próbálta plurális modellekben megjeleníteni (lásd erről SCHOENER 1986). Ahogy eddig is, a modern közösségi ökológiában is párhuzamosan fordul elő a holisztikus és redukcionista megközelítés.

A fitocönológiai karakterisztikák alkalmazása az állategyüttesek vizsgálatában az 1930-as évektől kezdve elterjedt volt, különösen a talajzoológiai kutatásban. A zoocönológusok jellemzően fitocönológiai egységek (szociációk és asszociációk) állategyütteseit hasonlították össze cönológiai mutatók, így a domináns vagy az együtt előforduló fajok, illetve különböző szimilaritási indexek segítségével (PALMGREN 1928). Például BRUNDIN (1934) DU RIETZ szociációiban hasonlított össze Coleoptera-együtteseket, WEIS-FOGH (1948) növény-társulások és a talaj Collembola-, valamint atkaegyütteseinek kapcsolatát vizsgálta, SCHWENKE (1953) a közép-európai fitocönológiai iskola szerint elkülönített erdei növény-társulásokban figyelt meg rovar-együtteseket, míg FAGER (1957) Collembola-együtteseket karakterizált az együtt előforduló fajok alapján. Fajok helyett azok életformacsoportjainak abundancia- és dominancia-adatait elemezte GISIN Collembola-együttesek esetén (például GISIN 1943). Számos vizsgálat a zürich–montpellier-i iskola metodikáját követve, szüntaxonómiai szempontból osztályozott állategyütteseket, asszociációkat és karakterfajokat kijelölve (például RABELER 1952, QUÉZEL & VERDIER 1953). WHITTAKER (1962) összefoglaló munkájában a fentiekén túl további zoocönológiai példák sorát találjuk.

⁹ ELTON (1927) elmélete annak ellenére volt meggyőző, hogy számos ponton óvatosan és kifejezetten homályosan fogalmaz.

Magyarországon az első növény-szociológiai könyvet RAPAICS RAJMUND (1925) írta, majd a hazai vegetációkutatásban, SOÓ REZSŐ és tanítványai munkásságával, az 1950-es évektől a fitocönológia zürich–montpellier-i iskolája vált egyeduralmúvá. A fitocönológiai kutatások eredményeként az 1980-as évek elejére közel 320, a 2000-es évek elejére pedig 470 társulást mutattak ki hazánkból,¹⁰ illetve elkészült Magyarország rekonstruált vegetációjának térképe (FEKETE 1980, JAKUCS 1981, ZÓLYOMI 1989, BORHIDI 2003). A funkcionális megközelítések csak az 1970-es évektől kerültek előtérbe. A fitocönológia és a vegetációtan hazai történetét FEKETE (1995) foglalta össze.

Zoocönológiai munkák az 1930-as évektől születtek Magyarországon. BALOGH JÁNOS, LOKSA IMRE, NAGY BARNABÁS munkáit kell kiemelnünk, akik jellegzetes növénytársulásokban cönológiai karakterisztikákkal jellemeztek ízeltlábú taxonómiai együtteseket. BALOGH (1935, 1938) a Sas-hegy pókegyütteseit, BALOGH & LOKSA (1948a, 1948b, 1956) kocsánytalan tölgyes avarlakó ízeltlábú-együtteseit, valamint homokpusztagyepek és lucernatáblák Orthoptera-, Coleoptera-, Hemiptera-, Formicidae- és Araneae-együtteseit jellemezték cönológiai karakterisztikákkal. NAGY (1944, 1950) Orthoptera-, FARKAS (1953) madár-, GOZMÁNY (1954, 1956) és KOVÁCS & GOZMÁNY (1954) Lepidoptera-, LOKSA (1956a, 1956b) Collembola-együtteseket vizsgált egy-egy jól körülhatárolható élőhelyen cönológiai megközelítéssel. A később született zoocönológiai munkák közül LOKSA délkelet-európai karsztbokorerdők talajfaunájával foglalkozó grandiózus munkáját kell kiemelnünk (LOKSA 1966).

Táplálékláncokkal jelentősen kevesebb vizsgálat foglalkozott. Esővízpocsolyák planktonikus együtteseiben GELEI & SZABADOS (1952), míg őszi búza rovaregyütteseiben JERMY & SZELENYI (1958) mutatott ki táplálékláncokat. Az 1940-es évektől Magyarországon MAUCHA REZSŐ (például 1953), DUDICH ENDRE, BALOGH JÁNOS és LOKSA IMRE (1952) és GERE GÉZA (például 1957) végzett úttörő produktíobiológiai vizsgálatokat.

A növény- és állatközösségeket egységes keretben tárgyaló áttekintő munkát először DUDICH ENDRE írt. Sokat idézett definíciója szerint: „Az életközösség bizonyos biotópban állandóan és következetesen együtt előfordul, a környezeti viszonyokhoz alkalmazkodott, a biotóphoz és egymáshoz okszerű kapcsolatokkal fűzött, meghatározott minőségű növény- és állatfajok határozott egyedeinek összessége” (DUDICH 1939). BALOGH (1946) és SZELENYI (1955a, 1955b, 1956, 1957) zoocönológiai koncepciójuk kidolgozása során néhány elméleti kérdésekkel foglalkozó publikációt közöltek, melyek megelőzték nagy összefoglaló műveiket. JERMY TIBOR (1955, 1956, 1957) a zoocönológia és az alkalmazott entomológia kapcsolatát tekintette át elméleti szempontból, részben már a BALOGH–SZELENYI-vitához hozzájárulva.

¹⁰ Az újonnan kimutatott társulások többsége bizonytalan állandóságot mutató gyomtársulás (FEKETE 1995, BORHIDI 2003).

BALOGH JÁNOS zoocönológia koncepciója

A BALOGH JÁNOS-féle zoocönológiai megközelítés szerint az állatközösségek megismerése tömeggyűjtéssel begyűjtött minták (BALOGHnál *állatállomány*) osztályozásával, mennyiségi viszonyaik, mintázataik statisztikai elemzésével valósítható meg (*közösségalkatan*).¹¹ A zoocönózisok növénytársulásokhoz kötöttek, és a kapcsolat olyan szoros, hogy az állat- és növényközösségek (*zoo- és fitocönózisok*) elkülönítése a biocönózison belül csak mesterséges lehet. Minthogy a növénytársulások térben jól körülhatárolható egységeket képeznek, a hozzájuk kötődő állattársulások is jól elkülöníthetők. Ugyanakkor csak fito- és a ráépülő zoocönológiai elemzés állapíthatja meg, hogy mennyiben fednek át. A biocönózist sajátos szegélytársulások (*ecotone*) határolják. Több kisebb területű biocönózis összetett biocönózist (*biocönózis komplex*) alkothat.

A biocönózist dinamikus egyensúly (*stabilitás*) és az anyag- és energiaáramlásban bizonyos fokú függetlenség (*autarkia*) jellemzi. „A stabilitás tehát azt jelenti, hogy az életközösségben ugyanabban az évszakban (vagy napszakban) ugyanazokat az élőlényeket találjuk; nagyjából megegyező tömegeloszlásban.” (BALOGH 1953: p. 20) Ugyanakkor nem minden biocönózis stabil, a szukcessziós folyamatok során változik az élőlényközösségek összetétele. „A stabilitás viszonylag kis időtartamon belül érvényes és az évtizedeken, sőt néha évszázadokon át folyó lassú változásokat nem érinti.” (Uo.)

A topográfiailag elkülönülő biocönózisok szerkezetét vertikális színtezettségük adja. Ennek megfelelően a biocönózis különböző vertikális szintjein szintközösségek (*synusium*) jönnek létre (például talajszint, gyepszint, cserjeszint, lombkoronaszint), melyek az állattársulások esetén jelentősen különbözhetnek. A szintközösségeken belül meghatározható az a legkisebb terület, aminek az állatállománya összetételében már közel azonos a zoocönózis egészével (*ideális minimiareál*). Ez a zoocönózis-rész tekinthető a zoocönózis alapegységének, „molekulájának” (BALOGH 1953: p. 61). A szintközösségekbe zárványszerűen kisebb egységek ékelődhetnek (*konnexus*), például néhány kő vagy bokor egy réten. Ezeket, ha kis mennyiségben fordulnak elő, úgy tekinthetjük mint az adott szintközösségtől idegen elemeket.

Az élőlényközösségekben a különböző fajok populációi (*meghatározott egyedállományai*) rendkívül bonyolult kapcsolatban lehetnek élettelen és élő környezetükkel. Ezekről a kapcsolatokról nem rendelkezünk elegendő ismerettel. Viszont meghatározhatjuk, hogy egy adott szintközösségben mely fajok fordulnak elő térben gyakran ismétlődve (*konstancia*) és nagy relatív abundanciával (*dominancia*). Meghatározhatjuk továbbá, hogy mely fajok fordulnak elő együttesen (*affinitás*). Ez az együttes előfordulás (például azonos tápnövényhez kötődő monofág fajok, vagy azonos gazdához kötődő paraziták és parazitoidok) mintegy leképezi az élőlényközösségben jelentkező komplex kölcsönhatásokat, és így jellemzi az élőlényegyüttest. Itt azonban nem csak különböző populációk közötti kölcsönhatásokra kell gondolnunk. Ha egy élőhelyen két jellegzetes mikrohabitat található, és mindegyikhez egy-egy faj kötődik, akkor a két faj az adott közösségben együttesen fog előfordulni, annak ellenére, hogy egymással semmiféle kapcsolatban nem állnak.

¹¹ BALOGH JÁNOS közösségi ökológiai nézeteit a *Zoocönológia alapjai* (1953, Akadémiai Kiadó, Budapest), majd a *Lebensgemeinschaften der Landtiere* (1958, Akademie Verlag, Berlin–Budapest) című munkáiban foglalta össze.

A BALOGH-féle megközelítésben a növény- és állattársulások osztályozása azonos elvek (és ennek megfelelően azonos terminológia) szerint történik, a szintközösségeket alkotó fajok konstanciája, dominanciája és affinitása alapján. Ennek megfelelően, a szüntaxonómiai hierarchia rendszerében felfelé haladva, a biocönózisok lehetnek (1) minden (*szociáció*), vagy (2) legalább a térben legmagasabban elhelyezkedő szintközösségükben (*konszociáció*) homogén (azonos konstans, domináns fajokat tartalmazó) élőlényegyüttesek, vagy (3) legalább a legfelső szintközösségükön belül, dominanciájuktól függetlenül erős cönológiai affinitást mutató fajokat is tartalmazó együttesek (*asszociáció*) (BALOGH 1953: pp. 27–28). A szintközösségek pedig ezzel párhuzamosan külön is osztályozhatók, aszerint hogy (1) egy szociáció tagjai (*szocion*), (2) előfordulási területükön homogén szintközösséget képeznek (*konszocion*), vagy (3) olyan konszocionokból felépülő szintközösségek, melyek domináns fajai egymással cönológiai affinitásban vannak (*asszocion*) (BALOGH 1953: pp. 32–33). Ezen belül az állattársulások vizsgálatában azokra a homogén szintközösségekre kell koncentrálni, amikben egy vagy több azonos, konstans-domináns faj található (*konszocion*), illetve az ilyen szintközösségekből álló biocönózisokra (*szociáció*) (BALOGH 1953).

A közösségek osztályozásában figyelembe kell venni az azokat alkotó fajok táplálékláncban betöltött szerepét (*életforma*). Rendszertani szempontból különböző fajok is hasonló funkciót tölthetnek be és erre analóg morfológiai sajátosságaik utalnak (*syntrophium*).¹² Tehát nemcsak a faji összetételük, hanem az életforma szerinti összetételük alapján is osztályozhatjuk a közösségeket.

Végül BALOGH hangsúlyozza, hogy a biocönózisok feltárásakor a „kiragadott rendszertani csoportok vizsgálata elvileg helytelen, a gyakorlatban azonban mégis elfogadható” (BALOGH 1953: p. 24). Az azonos szintközösségekben vizsgált taxonómiai együttesek (*parciális synusium*) ugyanis, a kivételtől eltekintve, többnyire azonos életformacsoportot képviselnek (például sáskák), vagy éppen ellenkezőleg, több életformacsoportot, és ezzel részben a szintközösséget is reprezentálják (például bogarak).

BALOGH JÁNOS *A zoocönológia alapjai* című könyve magyar nyelven elsőként és egyben nemzetközi összehasonlításban is magas szinten adott szisztematikus áttekintést a zoocönológiáról, a produkciobiológiáról és ezek módszertanáról. A szerző kitűzött céljait, a munka szakmai színvonalát mi sem mutatja jobban, mint hogy az 1953-ban megjelent magyar és német nyelvű kötetet 1958-ban egy jelentősen kibővített, német nyelvű változat követte (BALOGH 1958). Ez utóbbi az állategyüttesek kutatásának alapvető fontosságú kézikönyve lett, különösen a talajzoológiában (BAKONYI 2003). A koherens formában megfogalmazott BALOGH-féle koncepció egyben megteremtette az alapját a cönológiai karakterisztikákon alapuló megközelítések kritikájának. SZELENYI GUSZTÁV 1952-ben kezdte meg saját zoocönológiai rendszerének kidolgozását, amely fókuszában a táplálékláncok álltak (SÁRINGER 2008). Nézeteit néhány rövidebb előtanulmány után 1956-ban formálta egységes koncepcióvá (SZELENYI 1955a, 1955b, 1956, 1957, 1982, 2015).

¹² BALOGH szerint a táplálékért folyó verseny csak a syntrophiumon belül lehetséges, azaz a syntrophium közel áll ROOT (1967) az ökológiai irodalomban széles körben használt guild-fogalomhoz (lásd BALOGH & LOKSA 1948a, UETZ & UNZICKER 1975, GALLÉ 2013).

A SZELENYI GUSZTÁV-féle zoocönológia

A SZELENYI GUSZTÁV-féle zoocönológiai rendszer lényege, hogy az állatközösségek (társulások) megismerése a táplálkozási hálózatok vizsgálata alapján valósítható meg.¹³ Ebben a megközelítésben az állattársulások alapját egy növényfajhoz (*producens elem*) kötődő fitofág állatfaj (*corrumpens elem*) populációja képezi. Ehhez a fitofág fajhoz kapcsolódnak – egy csoportot képezve – annak parazitái, parazitoidjai és ragadozói, mindazon fajok populációi, melyek azt táplálékként hasznosítják (*obstans elemek*). Az obstans elemek közé tartoznak a zoofágok hiperparazitái, hiperparazitoidjai és ragadozói is. A biocönózis további szerkezeti elemei a más fajok fennmaradását segítő pollinátorok és szimbionta (együttesen *sustinens*) élőlények, valamint a lebontó (*intercalaris*) elemek. Összességében az előbb felsorolt táplálkozási szintek (*táplálkozásbiológiai életformacsoportok*, *coetusok*¹⁴) táplálékláncot alkotnak.

Egy specialista fitofág faj (*corrumpens elem*) és az annak tartósan kapcsolódó parazitái, parazitoidjai és ragadozói, valamint ezek tartósan kapcsolódó hiperparazitái, hiperparazitoidjai és ragadozói (*obstans elemek*) gazdaközösséget (*catena*) hoznak létre.¹⁵ A catenák adják a táplálékhálózat alapegységét. Ugyanahhoz a tápnövényfajhoz több monofág növényevő állatfaj, így több gazdaközösség is kapcsolódhat. Az egy növényfajhoz kötődő catenák együttesen láncközösséget (*catenarium*) alkotnak.

A specialista fitofág fajok mellett azonban generalista fitofágok is táplálkoznak a növényeken. Ezek, a hozzájuk kapcsolódó zoofág és lebontó fajokkal, egy lazán összetartozó, külön állattársulási kategóriát képeznek, a *presociumot*. SZELENYI a *presocium*ba sorolja a catenákhoz lazán kapcsolódó generalista ragadozókat, parazitákat és parazitoidokat is, így a *presocium* teremti meg a *catenariumok* közötti horizontális kapcsolatot. A *presocium* nem foglalja magába a catenákat és *catenariumokat*, hanem fölérük torlódik, és rájuk épül (SZELENYI 2015: p. 129). Ugyanígy kerülnek a *catenariumok* és a *presocium* fölé a gerincesek (a hozzájuk kapcsolódó zoofág és lebontó szervezetekkel) *supersociumot* képezve, mert testméretük lényegesen eltér a többi állattársulás fajainak testméretétől, többnyire nem lehet őket egyetlen *producens* vagy *corrumpens* elemhez kötni, és mert az adott biotóphoz is kevésbé kötődnek. Összességében a tápnövény, az ehhez kötődő zoocönózisok, a catenák és *catenariumok*, valamint a *presocium* és a *supersocium* hozzák létre a táplálékhálózatot. Az állattársulás (*zoocönózis*) tehát az egymással a táplálékláncok mentén függőségi viszonyban levő, a közös energiaforrás kiaknázása céljából együtt élő állatok összessége.

SZELENYI hangsúlyozza, hogy a catenákat nem fajok, tulajdonképpen nem is populációk, hanem ontopopulációk, más néven egyedképviseletek (egy adott fejlődési stádiumba tartozó egyedek, *semaphorontok*) alkotják, valamint hogy egy adott egyed egy adott időpontban egyszerre csak egy catenába tartozhat. Minthogy a zoocönológiai felvételezés fókuszában a catena áll, és a táplálékláncot a tápnövényhez kötődő fitofág (*corrumpens*) faj felől vizsgálja, ez a megközelítés kisebb jelentőséget tulajdonít a catenákat összekötő

¹³ SZELENYI GUSZTÁV koncepcióját MTA doktori disszertációjában (SZELENYI 2015) fejtette ki részletesen, *Az agrozoocönológia alapvonalai* címmel. Egy rövidebb összefoglalót közölt 1982-ben (*Szinökológia*. In: BALÁS G. & SÁRINGER GY.: *Kertészeti kártevők*. Akadémiai Kiadó, Budapest).

¹⁴ A *coetus* fogalma megegyezik ELTON (1927) *niche*-fogalmával (SZELENYI 2015: p. 72).

¹⁵ A gazdaközösségek alapját többnyire specialista fitofág állatfajok adják, de akár egy-egy növényfajhoz kötődő specializálódott pollinátor vagy lebontó állatfaj körül is kiépülhet catena.

polifág (presociumba, vagy supersocionba tartozó) fajoknak. Azok egyedei, tartósan vagy temporális elemként, egyszerűen beléphetnek a catena konkrét, de folyamatosan változó közösségébe, vagy kiléphetnek abból. „Minden gazdaközösségnek van tehát egy magja, mely huzamosabb ideig együtt marad, onnan kiszakadni nem tud, és vannak olyan elemei, amelyek csak futólag kapcsolódnak bele a szilárd magot képviselő táplálékláncba, és azzal hamarosan ismét megszakítanak minden összeköttetést. Villámfénnyel világít bele ez a körülmény a zoocönózis dinamikájába: egy társulás összetétele (tehát fajkombinációja is) egyik napról a másikra, sőt óráról órára is változhat.” (SZELÉNYI 2015: p. 114)

SZELÉNYI megközelítésében a biocönózis egy rendezési elv szerint szerveződik; minden bekapcsolódó faj átalakítja a környezetét, és egyben újabb fajok csatlakozása előtt nyitja meg az utat. A zoocönózisok, véleménye szerint, hasonlóan a biocönózisokhoz, nem egyensúlyi rendszerek, nem jellemzi őket valamiféle homeosztázis, és híján vannak egy központi irányításnak. Területi határaik nehezen, szinte egyáltalán nem határozhatók meg. „A zoocönózisok tőlünk függetlenül is léteznek, de egy névvel is megjelölt zoocönózistról csak akkor beszélhetünk, ha annak állományát valóban számba vettük. Ez a számbavétel viszont csak arra a helyre és időre érvényes. Talán soha többé nem látjuk viszont abban a formában.” (SZELÉNYI 2015: p. 134)

Végül SZELÉNYI kidolgozta az állattársulások nomenklatúráját is. A catenák elnevezése az azok alapját képező monofág növényfogyasztó faj nevéből történik (például *Cephitena pygmaei*, *Anthonomitenia pomorum*). A catenariumok elnevezése pedig azon specialista fitofág faj latin nevére alapul, amelyik a catenariumon belül a legtöbb fitomasszát fogyasztja, (például *Oscinellaenarium frit*, vagy *Cydiaenarium pomonellae*). Hasonlóan, a legtöbb biomasszát fogyasztó faj nevéből képezzük a presociumok (például *Melolonthaecium melolonthae*) és supersocionok (például *Microticion arvalis*) nevét. Egy adott növényhez kötődő catenarium, vagy az afölött kialakuló presocium és supersocion neve tehát, szemben a catenák nevével, térben és időben változhat.

SZELÉNYI zoocönológia elképzelései szinte a megszületésük pillanatától általánosan elfogadottá váltak a hazai alkalmazott entomológiában. Az ökológiai kutatás nagy vesztesége, hogy fő művét, kezdeti szándéka ellenére, SZELÉNYI nem publikálta.

Megjegyzések BALOGH és SZELÉNYI koncepcióihoz

BALOGH (1953) *A zoocönológia alapjai* címmel jelenteti meg munkáját, míg Szelényi látszólag a cönológia egy szűkebb területével, *Az agrozoocönológia alapvonalai*val kapcsolatban fejti ki elképzeléseit. Ugyanakkor SZELÉNYI munkájában külön fejezetet szentel annak bizonyítására, hogy cönológiai szempontból nincs elvi különbség természetes és agrárterületek élőlényközösségei között, tehát mindkét munka a zoocönológia alapjairól szól. Mindkét szerző entomológus, taxonómus, és az általuk hivatkozott ökológiai irodalom is jelentős mértékben átfed. Mindketten hivatkoztak a kor ismert kézikönyveire (például ALLE et al. 1949) és fontosabb közösségökológiai munkákra (például EINAR DU RIETZ, CHARLES ELTON, HERBERT FRANZ, HERMAN GISIN, PONTUS PALMGREN, WOLFGANG TISCHLER munkáira). Mindketten különálló tudományterületnek tekintették a zoocönológiát, különválasztva azt a produktíobiológiától. Végül, a közösségi ökológiában gyakori módon (például

CLEMENTS 1905) nemcsak az állatközösségek szerkezetéről fejtették ki nézeteiket, de egyben a koncepciójukhoz kapcsolódó módszertant is részletesen tárgyalták.¹⁶ Ezzel azonban el is fogytak a párhuzamok.

BALOGH JÁNOS a fitocönológiához kapcsolódó zoocönológiai hagyományhoz csatlakozott. A deskriptív zoocönológia az 1950–1960-as években kifejezetten divatos tudományterület volt. A fitocönológia Európában, de SOÓ REZSŐ és tanítványai munkásságának eredményeként Magyarországon is ekkor éli fénykorát. Ugyanakkor BALOGH jól látta, hogy az állategyütteseket nem lehet az Európában egyeduralkodóvá vált zürich–montpellier-i iskola módszertanával kvantitatív módon osztályozni. Ezért bár a növénytársulások kiválasztásánál a közép-európai hagyományra támaszkodik, ezek állategyütteseinek vizsgálatánál DU RIETZ rendszerét veszi át, és a zoocönózisok vertikális szintjeire, mint fiziognómiai egységekre helyezi a hangsúlyt. A vertikális szintek elkülönítése a kortárs állatökológiában elterjedt gyakorlat volt. A kor egyik standard kézikönyve, ALLEE et al. (1949) *Principles of Animal Ecology* című munkája több mint ötven oldalon, a közösségi ökológiáról szóló fejezet egyharmadán keresztül tárgyalja jelentőségét. Az ok egyszerű: a vertikális szintek nagyon karakteresen különülnek el a vízi élőlény-együttesekben, és ez a megközelítés, bár itt inkább triviális, a lágyszárú és fás vegetációban is jól használható (például különbségek a talaj- és lombkoronaszint állategyütteseiben). BALOGH javaslata szerint fitocönológusok által meghatározott asszociációkban, azon belül a leghomogénebb állományokban és ezen belül homogén vertikális szintekben kell a zoocönológiai vizsgálatokat végezni, ami jelentős szűkítést jelent. Ráadásul a különböző testméretű állatcsoportok esetén az ideális minimiareál más-más skálán jelentkezik, úgyhogy a zoocönológiai vizsgálatokat érdemes megközelítőleg azonos testméretű, gyakran egy taxonómiai csoportba tartozó állatokra korlátozni. Bár BALOGH a taxonómiai kategóriák (faj, genusz, család) mintájára felvázolt egy egységes, a fito- és zoocönológiában is alkalmazható szüntaxonómiai rendszert,¹⁷ metodikája zoocönológiai szempontból csak a homogén szintközösségek (*konszociion*) esetén produktív. A magasabb társulástani kategóriák a zoocönológiában inkább formális párhuzamot jelentenek a fitocönológiai osztályozás rendszerével. A magyarországi állattársulások leírása, szüntaxonómiai osztályozása, szemben a fitocönológiával, nyilvánvalóan nem valósítható meg.¹⁸ BALOGH koherens rendszert próbál létrehozni, de láthatóan nem a szüntaxonómia kidolgozására helyezi a hangsúlyt. Rugalmasan viszonyul mind a vizsgálandó vertikális vegetációs szint, mind az ahhoz köthető állategyüttesek kiválasztásához. Megközelítése a taxonómiai együttesek, guildék mintázatelemzésében, a cönológiai tabellák összehasonlításában válik meggyőzővé. Példái is többségükben egy-egy szintközösség taxonómiai együttesekre vonatkoznak.

SZELÉNYI zoocönológiájának kidolgozásakor ELTON (1927) elképzeléseiből indult ki.¹⁹ Jól érzékelte, hogy a fitofág rovarfajok többsége monofág vagy oligofág, és terepi tapasztalataiból tudta, hogy körükben a direkt interspecifikus kompetíció viszonylag ritka jelenség

¹⁶ BALOGHnál inkább a módszertani részek dominálnak, míg SZELÉNYI döntően a fogalmi modell felépítésére koncentrált.

¹⁷ A taxonómia–szüntaxonómia párhuzam gyengeségeiről lásd WHITTAKER (1962).

¹⁸ A nagy területeken előforduló nem karakteres növénytársulások és az asszociációk térbeli átmenetei jelzik, hogy a fitocönológiai osztályozásnak is megvannak a korlátai.

¹⁹ Jelentősen hatottak rá még FRIEDERICH (1930), TANSLEY (1930), TISCHLER (1949), SCHWENKE (1953) és GLEN (1954) munkái.

(STRONG 1984, de lásd KAPLAN & DENNO 2007). Az állatközösséget alkotó fajok közötti gyenge kölcsönhatásokat, valamint indirekt interakciókat kortársaihoz hasonlóan kisebb jelentőségűnek ítélte. A különböző növényfajokhoz kötődő, de hasonló catenák (például levéltetvek és ragadozók) agrárterületeken, ahol csupán egyetlen növény dominálja a vegetációt, inkább tűnhettek önálló egységnek. A közvetett (látszólagos) kompetíció (például az afidofág ragadozók) szerepe ezen catenák összekötésében itt kevésbé jelentős (ROTT et al. 1998). Ugyanígy, a haszonnövény által dominált növényállományokban a generalista fitofág fajok sem kötnek össze különböző catenáriumokat. Tehát SZELÉNYI a direkt és erős kölcsönhatásokra, ezen belül is elsősorban a specialista (fitofágok és zoofágok) és tartós (zoofágok) trofikus kapcsolatokra helyezte a hangsúlyt, és ezek alapján a táplálkozási háló alapmoduljának a catenát tette meg.²⁰ A generalista fitofágokat és a catenákhoz csak lazán kapcsolódó generalista ragadozókat pedig külön, presociumként, mintegy ráhelyezte a catenákra. Konceptiója fókuszában a fitofág faj és annak természetes ellenségei álltak.²¹ A zoocönológia feladataként a táplálkozási hálózatban (elsősorban a catenákban) részt vevő fajok és azok egyedszámának meghatározását, kapcsolataik feltárását határozta meg. A növényvédelmi entomológiában ez a kártevő fajok egyedszámát meghatározó biotikus tényezők megismerését jelenti. Ezért voltak elképzelései perspektivikusak a növényvédelmi állattan számára.

SZELÉNYI koncepciója elméleti szempontból jól kidolgozott, koherens rendszer. Módszertani szempontból ugyanakkor, és ezt maga is érzékelte, nehezen valósítható meg. Gondot jelent a különböző trofikus szinteken a populációk egyedszámának meghatározása, másrészt a folyamatosan változó közösség követése. Példaként SZELÉNYI egy, a más növényhez kapcsolódó táplálkozási hálózatot vázol fel sematikusan, egy ehhez kapcsolódó, élettáblához közel álló elemzéssel, jelezve, hogy ennek eredményei a különböző években jelentősen különbözhetnek.

Összességében SZELÉNYI rendszere számos vonatkozásban kifejezetten modernnek tűnik. Megközelítésében a zoocönózisok térben nehezen körülhatárolható, nem egyensúlyi rendszerek, amik faji összetételükben sem állandók, de egyedszámviszonyaik tekintetében kifejezetten változékonyak. Modellje ennek figyelembevételével, a funkcionális megközelítés következő végigvitelével, a táplálkozási hálózaton belül kisebb egységek elkülönítésével kísérel meg állandóságot találni ebben a térben és időben folyamatosan változó rendszerben.

Említést kell tennünk még mindkét munka fogalomhasználatáról. BALOGH is és SZELÉNYI is a zoocönológia fogalmi (verbális) modelljét dolgozták ki. A 20. század első felében a közösségi ökológia minden elmélete ilyen modell volt. Ezekről azt várták el, hogy fogják át a vizsgált jelenség egészét, elég részletesek legyenek ahhoz, hogy segítségükkel komplex folyamatokat lehessen leírni, egzakt, operatív kategóriákat használjanak, és hogy legyenek koherensek. A szerzők ezért nagy fogalmi apparátussal dolgoztak, minden fogalmat definiáltak, és sokszor finom distinkciókkal határoltak el közelálló kifejezéseket. Például SZELÉNYI megkülönbözteti és részletesen definiálja az „állategyüttest”, mint térben és időben ko-

²⁰ A catena tehát egy erősen kapcsolt maghálózat.

²¹ SZELÉNYI kártevőkkel és (inkább specialista) parazitoid darazsakkal, BALOGH a talajban élő páncélosatkákkal és (generalista) pókokkal foglalkozott. Zoocönológiai elképzeléseik alakulásában szakmai háttérük nyilvánvalóan nagy szerepet játszott, példázva azt, hogy nemcsak a kutatók választanak elméleteket, hanem az elméletek is választanak kutatókat.

egzisztáló állatfajok összességét, és az „állatseregletet”, ami „az állategyüttesnek az a szemléletes formája, amely előttünk egy adott időben, a tér egy meghatározott részében megjelenik” (SZELÉNYI 2015: p. 107). Az olyan nagyobb ívű elméleti munkák, mint amilyen SZELÉNYI is, egyben részletes indoklással különítették el fogalmaikat a konkurens elméletek rokon kifejezéseitől. Összességében ez a szemlélet sok fogalmat, összetett és jól végiggondolt fogalmi modelleket és a mai olvasó számára nehezen olvasható szövegeket eredményezett.²² A mai ökológiát pragmatikusabb fogalomhasználat jellemzi. A kevésbé körülhatárolt fogalmak alkalmasabbak lehetnek az ökológia rendkívül szerteágazó területén felmerülő kérdések fogalmi reprezentációjára. A konkrét kutatási szituációban a fogalom denotációja elmozdulhat, és ez segítheti a megértést. Másik oldalról viszont újra és újra megfogalmazódnak az ebből a gyakorlatból származó problémák, illetve az igény a fogalomalkotás elveinek rögzítésére, egységes fogalomhasználat kialakítására (PIMM 1984, JUHÁSZ-NAGY 1986, BERLOW et al. 2004, PICKET et al. 2010).

A BALOGH–SZELÉNYI-vita

1952 tavaszán SZELÉNYI részt vett a Magyar Tudományos Akadémia cönológiai ankétjén, ahol a szervezők felkérésére „Mit vár a növényvédelem a cönológiától?” címmel tartott előadást (SÁRINGER 2008). Ekkor már formálódtak zoocönológiai elképzelései, amikhez BALOGH (1953) munkájának megjelenése jelentősen hozzájárult. *Az agrozoocönológia alapvonalai*ban megfogalmazott koncepció a BALOGH JÁNOS-sal folytatott polémia során kristályosodott ki.²³ A viták a Magyar Biológiai Társaság Állattani Szakosztálya, kisebb részben a Magyar Rovartani Társaság ülésein zajlottak kiélezett, de kulturált formában (BAKONYI 2003, SÁRINGER 2008).²⁴ SZELÉNYI oldalán, hogy csak a legjelentősebb kutatókat említsük, JERMY TIBOR, BALOGH oldalán LOKSA IMRE és GERE GÉZA szólalt fel (SÁRINGER 2008).²⁵

SZELÉNYI művében részletesen kifejti BALOGH nézeteinek kritikáját. A fitocönológiában jól alkalmazható szemléletet és kategóriákat véleménye szerint nem lehet a zoocönológiára adaptálni. Nem lehet az állattársulásokat területi egységekhez kötni. Egyazon biotópban számos állattársulás (catena, catenarium) létezhet párhuzamosan úgy, hogy azok nem állnak egymással kapcsolatban. Ráadásul az együttesekben esetlegesen olyan turista fajok is megjelennek, melyek nem kapcsolódnak a táplálékláncba. A szintközösségek a biotóp egységei, így az itt vizsgált állategyüttesek sem elemezhetők a funkcionális kapcsolatok ismerete nélkül: „egy biotóp állategyüttese nem *a* zoocönózis” (SZELÉNYI 2015: p. 40).²⁶ SZELÉNYI tehát BALOGH terület alapú módszerét öko-faunisztikának tartja, ami adato-

²² Például CLEMENTS munkáinak olvasása a mai olvasó számára komoly kihívást jelent.

²³ SZELÉNYI a szövegben 52-szer citálja BALOGH munkáit.

²⁴ A vita során és később sem közeledtek az álláspontok. SZELÉNYI GUSZTÁV 26 évvel később írt összefoglalójában (1982) nem tett engedményeket a BALOGH-féle koncepció irányába. BALOGH JÁNOS-t 2001-ben kérdeztem a vitáról. Határozottan kijelentette, német kollégák véleményére hivatkozva, hogy neki volt igaza.

²⁵ JERMY (1956), hasonlóan a SZELÉNYI-féle rendszerhez, a táplálékhálóban látja a zoocönózisok alapszerkezetét. Szerinte is elkülöníthető egy kisebb modul a táplálkozási hálón, de ez a catenánál jelentősen nagyobb egység, a predáció, kompetíció és mutualizmus által összekapcsolt connexus.

²⁶ Egy adott faj funkcionális szerepe tekintetében SZELÉNYI nézetei ELTON (1927), míg előfordulása tekintetében BALOGH nézetei GRINNELL (1917) niche-koncepciójával rokoníthatók (GALLÉ 2013).

kat szolgáltathat az együtt előforduló fajokról, de csak kevésbé segíti az állatközösségek tényleges szerkezetének feltárását. SZELENYI továbbá tagadja, hogy a biocönózisok egyensúlyi rendszerek lennének, ami egyben azt is implicálja, hogy összetételük több éven keresztül vizsgálva sem állandó. BALOGH válaszait nem ismerjük. Valószínűleg érvelése fókuszában a biotóp és az élőlényközösségek egysége állt.

A vita szélesebb szakmai körökben is nagy visszhangot keltett. Színvonala, a nemzetközi tudományos eredményekre nyitott, szabad szelleme üdítő kivételt jelentett az 1950-es évek zárt, fullasztó világában.

A BALOGH–SZELENYI-vita és a szupraindividuális rendszerek szemlélete

A vegetáció és az állategyüttesek kutatási irányai, attól függően, hogy hogyan szemlélik a szupraindividuális rendszereket, több, egymástól nem független szempont szerint különböznek el.

Az élőlényegyüttesek megragadhatók *mintázataik* vagy *folyamataik* vizsgálatával. Ebben a felosztásban az európai fitocönológiai iskolák mintázatokot, míg a vegetációkutatás amerikai iskolái folyamatokat tártak fel. A zoocönológiai mintázatok elemzésével szemben áll a denzitásfüggetlen (főként abiotikus) vagy denzitásfüggő (biotikus) tényezők által meghatározott folyamatok vizsgálata. Eszerint adódna, hogy BALOGH szünmorfológiája mintázatokot, SZELENYI zoocönológiája viszont folyamatokat vizsgált. Valójában BALOGH az állategyüttesek *összetételét* vizsgálta, míg SZELENYI az állategyüttesek *szerkezetét*. JERMY (1956) párhuzamával élve, az összetétel a szerves kémiában használt bruttó képlet-hez hasonlítható, ami csak a molekulát felépítő atomok fajtáját és számát adja meg, míg a szerkezet az atomok kölcsönös kötésviszonyait megadó szerkezeti képlet-hez. SZELENYI BALOGH esetén csak részben fogadná el a hasonlatot. Kutatásait viszont tekinthetjük úgy, mint a társulások felépítésének, összetételének és szerkezetének vizsgálatát, azaz SZELENYI zoocönológiája is szünmorfológiai mintázatokot vizsgál. Ugyanakkor, jelezve a megkülönböztetés mesterséges voltát, a funkcionális szerkezet és a folyamat feltárása (a szünmorfológia és a szünfiziológia) nála közel kerül egymáshoz.

Az élőlényegyüttesek *topográfiai* vagy *topológiai* megközelítésben is vizsgálhatók. Eszerint ELTON és SZELENYI topológiai, míg a többi említett ökológus topográfiai megközelítést alkalmaz.

Topográfiai megközelítést esetén *különböző skálán* vizsgálhatjuk az együtteseket. Az alkalmazott skálaszakasz szerint különböznek el a vegetáció organisztikus versus individualisztikus megközelítései és a közép-európai versus az északi fitocönológiai iskolák. BALOGH zoocönológiája is viszonylagosan kis térskálán vizsgálódik.

Topológiai megközelítést alkalmazva, *organizációs szintjük* (a kapcsolatok intenzitása és affinitása) szerint többé-kevésbé önkényesen határozhatjuk meg a vizsgált táplálkozási hálók nagyságát. SZELENYI, ahogy fentebb tárgyaltuk, elméleti és részben tapasztalati alapon kis egységeket feltételezett.

A nagy versus kis térskálán és hálózatrészekben végzett vizsgálatok többnyire holisztikus versus redukcionista megközelítést jelentenek. Ebben az értelemben mind BALOGH, mind SZELENYI inkább redukcionista.

Végül *ontológiai státuszuk* szerint az élőlényközösségek vagy konkrét (valós), vagy absztrakt entitásnak tekintethetők. Az előbbi esetben a közösségek tőlünk függetlenül is léteznek, az utóbbi esetben a „közösség” a megértést segítő, absztrakt episztemológiai fogalom (JAX 2006). A 20. század első felében szinte minden közösségi ökológiával foglalkozó munka érintette a kérdést. Állást foglaltak a közösségek, mint ökológiai egységek dinamikus egyensúlyával, határaival és homogén jellegével kapcsolatban, azaz vizsgálták, hogy önálló, konkrét entítások-e a közösségek.²⁷ Minél inkább azok, annál inkább fedezhetők fel a természetben, osztályozhatók és nevezhetők el objektív kritériumok alapján, azaz a szüntaxonómiai rendszerezés annál inkább lehetséges. Az episztemológiai megközelítés szerint viszont a „közösségek” absztrakciók, amiket absztrakciós folyamat során, valamilyen szempontok szerint, jelenségek megragadására hozunk létre. BALOGH és SZELÉNYI, szemben a gleasoni szemlélettel, eltérő időskálán, de konkrét és önálló létezőnek tekintette a zoocönózisokat. BALOGH összetételük alapján lehetségesnek tartotta szüntaxonómiai rendszerezésüket. SZELÉNYI pedig, annak ellenére, hogy elmélete éppen ellenkező irányba mutat, nomenklatúrát dolgozott ki elnevezésükre. Ma az élőlényegyüttesek ontológiai státuszának dichotomikus megközelítését többnyire improduktívnak tartják (SHIPLEY & KEDDY 1987, PICKETT et al. 2010). Az élőlényegyüttesek rendkívül sokfélék, és a konkrét és absztrakt entitás, mint két végpont között helyezhetők el. Tehát az egyes élőlényegyüttesek ontológiai státusza más és más lehet. Nem véletlen, hogy mai szemmel mind BALOGHnál, mind SZELÉNYInél a szüntaxonómiai, illetve nevezéktani kísérletek tűnnek a leginkább idejétmúltak.

A fentiek alapján a különböző szemléletmódok mentén elkülönülő modelleket nem lehet összevetni. Az elméletek különböző dimenziókban és eltérő skálaszakaszokon lehetnek érvényesek, így nem cáfolják vagy igazolják egymást. Tehát nem mondhatjuk azt, hogy a topográfiai megközelítés hamis, míg a topológiai megközelítés igaz, vagy azt, hogy egy kis térskálán igaz állítás cáfol egy nagy térskálán tett megállapítást.²⁸ Ezért nevezhette JUHÁSZ-NAGY (1986) a BALOGH–SZELÉNYI-vitát inkonkluzívnak. Ugyanakkor az elméletek versenghetnek abban, hogy mekkora heurisztikus és prediktív erővel bírnak, hogy milyen mértékben ösztönöznek újabb kutatásokat. Ebben az értelemben összehasonlíthatók. Valószínűleg ezért volt a vita olyan kiélezett.

Az 1950-es évek után

Az 1950-es évektől a mezőgazdasági területek állategyütteseit, így azok kutatását is, legnagyobb mértékben az általánossá váló peszticidhasználat határozta meg. A leíró jellegű agroökológiai vizsgálatok visszaszorultak, és jelentős részben az inszekticidek hatását tesztelendő, elterjedtek a szabadföldi kísérletek. Érdekes módon Magyarországon, ahol SZELÉNYI elmélete általánosan elfogadott volt, a kutatási gyakorlatban csak kevésbé érvényesült a táplálékláncokon alapuló cönológiai szemlélet (lásd SÁRINGER 2008). Az élőlényközösségekkel foglalkozó nagyobb vizsgálatok, mint a JERMY TIBOR kezdeményezésére indított

²⁷ Mindhárom szempontonál döntés kérdése, hogy hol vonunk határt. A homogén egységek megkülönböztetése esetén például az eredményt nagyban befolyásolja az, hogy milyen szimilaritáson alapul az összehasonlítás.

²⁸ Persze bármilyen szemléletű modell lehet hibás, inkohérens stb.

alma- és kukorica-ökoszisztéma-kutatások összetételen alapuló szünmorfológiai szemléletet tükröztek²⁹. Leginkább különböző növényvédelmi és termesztési technológiák hatását vizsgálták taxonómiai együttesek (például futóbogarak, poloskák) összetételére, az egyes fajok egyedsűrűségére (lásd BALÁZS 2002). Az ízeltlábú-együttesek változását viszonylag egyszerűen lehet nyomon követni tömeggyűjtésekkel begyűjtött minták elemzésével. A sokváltozós módszerek, diverzitásmutatók és az ezeket alkalmazó szoftver csomagok elterjedése óta az összetételen alapuló mintázatelemzést rendkívül széles körben alkalmazzák nem csak az agrár-, de a természetes élőhelyek állategyütteseinek elemzésében is (GAUCH 1982, PODANI 1997, MAGURRAN 2004). Bár kiterjedt agrárzoológiai kutatások foglalkoztak a hasznos szervezetek szerepével a kártevők korlátozásában, táplálkozási hálózatokat, különösen peszticidterhelésnek kitett mezőgazdasági területeken, ritkán vizsgáltak (COHEN et al. 1994).

Az 1950-es évektől a közösségi ökológia fogalmi modelljeit fokozatosan matematikai modellek váltották fel.³⁰ Ezzel párhuzamosan a tisztán elméleti munkák és a különböző szimulációs vizsgálatok száma is nőtt. A teoretikus megközelítések robbanásszerű fejlődése nem jelentett teljes elszakadást a korai elméletektől, az új koncepciók visszavezethetők a korábban született elképzelésekre, és még ha nagyon általánosan is, de értelmezhetők a 20. század első felében kialakult keretek között. Például az ökoszisztéma-koncepció más léptéken, de a szuperorganizmus-elmélettel rokonítható, a sziget-biogeográfia, a társulási szabályok és általában az interspecifikus kompetíció és a niche-szegregáció szerepével kapcsolatos megközelítések központi kérdése a közösségek egyensúlyi állapota, míg HUBBELL neutrális modellje GLEASON koncepcióját idézi. (A főbb kutatási irányok bemutatása is messze túlmutat a jelen dolgozat keretein, lásd ezekről például COHEN 1978, PIMM 1982, GALLÉ 1998, 2013, MORIN 2011.)

Az állatközösségek modellezését ma leginkább ELTON nyomdokain képzeljük el (például COHEN 1978, PIMM 1982, VERBOEF & MORIN 2010). Ugyanakkor a napjainkig kidolgozott táplálékháló-modellek csak részben támaszkodnak a természetben megfigyelt hálózatokra, a modelleket jelentős részben kevés fajból álló laboratóriumi, valamint szimulált közösségeken tesztelik. Ráadásul viszonylag kevés, főként vízi táplálkozási háló feltárása történt meg a kellő részletességgel³¹ (INGS et al. 2009). Ennek ellenére ismereteink a táplálkozási hálók működéséről az elmúlt négy évtizedben jelentős mértékben nőttek. Ahhoz, hogy megvalósuljon a közösségi dinamikák általános modellje, abba be kell építeni a fajok niche-tereit, a populációk közötti különböző direkt és indirekt hatásokat vagy azok eredőit (interakciós hálózatok), a hatások erősségét, az egyes fajok abundanciáját, a térben és időben változó topológiát, a metaközösség szerepét. Olyan plurális modelleket kell létrehozni, melyek nem csak egy-egy skálatartományon érvényesek.³² Mindezek a távoli célok közé

²⁹ A vizsgálatok az MTA Növényvédelmi Kutatóintézetében folytak 1976 és 1985 között.

³⁰ Az ökológián belül a különböző részterületek mindinkább elkülönültek, ennek megfelelően modellezéssel is matematikai képzettségű kutatók kezdtek el foglalkozni. BALOGH és SZELÉNYI kutatásai a későbbiekben a taxonómia felé fordultak. Ugyanakkor nem húzható merev határ a fogalmi és matematikai modellek közé. Matematikai modellek is bevezetnek új fogalmakat.

³¹ Jól feltárt, főként rovarokból álló táplálkozási hálózatra példaként a seprőzanóton (*Cytisus scoparius*) megfigyelt, 154 fajból álló hálózatot említhetjük (MEMMOTT et al. 2000). Gazda-parazitoid–hiperparazitoid rovarközösségek vizsgálatára lásd még például MÜLLER et al. (1999).

³² A különböző típusú adatok, például az eltérő skálák miatt, nem kompatibilisek, így nehéz őket egy modellbe építeni.

tartoznak, és ha megvalósulnak is, az eredmény egy holisztikus és egyben rendkívül absztrakt ökológiai hálózat modell lesz.

Az elmúlt évtizedekben a terepi és laboratóriumi vizsgálatok sokasága fókuszált a populációk kölcsönhatásaira, partikuláris táplálékláncok elemeit, predátor–preda kapcsolatokat, kompetíciót, mutualizmust, intraguild predációt, bottom up és top down hatásokat, illetve trofikus kaszkád-hatásokat vizsgálva. Összeállnak-e modellekbe az esettanulmányok ezen óriási tömegének tapasztalatai? És az agroökológiai modellek SZELENYI szemléletével összhangban megfelelően tudják-e majd jósolni az életközösségek dinamikáját?

A cönológiai és a hozzájuk kapcsolódó közösségi ökológiai vizsgálatok sokasága azt mutatja, hogy a közösségek összetétele, szerkezete és működése területről területre, hálózatról hálózatra és időről időre változik. A lokális élőlényegyüttesek, így az agrárterületek együttesei is, térben és időben jelentősen különböznek egymástól, és ennek megfelelően sajátosan szerveződnek. Ezért ahogy az általános modellek nem jósolják az egyedi rendszerek állapotait, úgy az életközösségek általános modelljei sem fognak választ adni a partikuláris közösségekben felmerülő gyakorlati kérdésekre. Ehhez a modelleket illeszteniünk kellene minden egyes közösséghez. És ha elkészíthetők az egyes lokális közösségek finomított, parametrizált modelljei, akkor is kétségeink lehetnek azok prediktív erejével kapcsolatban. Egyszerűen hiányzik az együttesekből az az állandóság, az a homogenitás, ami jóslatokat tenne lehetővé. JOHN LAWTON (1999) híres-hírhedt megállapítása szerint a közösségi ökológia egy katyvasz („community ecology is a mess”), és ideje a közösségek szintjéről továbblépni. De mit tehet az agroökológus, aki marad? Visszább léphet és a teljes ökológiai hálózat helyett vizsgálhatja annak jól meghatározott, térhez köthető kisebb egységeit vagy jól definiált, egy-egy fajhoz kapcsolódó szerkezeti moduljait. Éppen úgy, ahogy BALOGH és SZELENYI tette.

Köszönetnyilvánítás. A kézirat korábbi változatához fűzött megjegyzéseiért, javaslataiért GALLÉ LÁSZLÓnak, JORDÁN FERENCnek és MÉSZÁROS ZOLTÁNNak tartozom köszönettel.

Irodalomjegyzék

- ALEE, W. C. (1931): *Animal aggregations: A study in general sociology*. University of Chicago, Chicago, 431 pp.
- ALLEE, W. C., PARK, O., EMERSON, A. E., PARK, T. & SCHMIDT, K. P. (1949): *Principles of animal ecology*. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA, 837 pp.
- BAKONYI, G. (2003): JÁNOS BALOGH the father of Hungarian zoocenology. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49: 313–316.
- BALÁZS, K. (2002): TIBOR JERMY, founder of researches in agro-ecosystems in Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48: 73–84.
- BALOGH, J. I. (1935): *A Sashegy pókfaunája. Faunisztikai, rendszertani és környezettani tanulmány*. Sárkány-Nyomda Rt., Budapest, 60 pp.
- BALOGH, J. (1938): Biosoziologische Studien über die Spinnenfauna des Sashegy (Adler-berg bei Budapest). *Festschrift für Prof. Dr. EMBRIK STRAND* 4: 464–497.

- BALOGH, J. (1946): Az életközösségek szerkezete. *Állattani Közlemények* 43: 1–14.
- BALOGH, J. (1953): *A zoocönológia alapjai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 248 pp.
- BALOGH, J. (1958): *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Akademie Verlag, Berlin–Budapest, 560 pp.
- BALOGH, J. & LOKSA, I. (1948a): Quantitativ-bioszociológische Untersuchung der Arthropodenwelt ungarischer Sandgebiete. *Archiva Biologica Hungarica* (Ser. 2.) 18: 65–100.
- BALOGH, J. & LOKSA, I. (1948b): Arthropod cenosis of the litter stratum of an oak forest. *Archiva Biologica Hungarica* (Ser. 2.) 18: 264–279.
- BALOGH, J. & LOKSA, I. (1956): Untersuchungen über die Zoozönose des Luzernfeldes. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 2: 17–114.
- BARBOUR, M. G. (1996): American ecology and American culture in the 1950s: Who led whom? *Bulletin of the Ecological Society of America* 77: 44–51.
- BERLOW, E. L., NEUTEL, A. M., COHEN, J. E., DE RUITER, P. C., EBENMAN, B., EMMERSON, M., FOX, J. W., JANSEN, V. A. A., JONES, J. I., KOKKORIS, G. D., LOGOFET, D. O., MCKANE, A. J., MONTOYA, J. M. & PETCHEY, O. (2004): Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73: 585–598. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00833.x>
- BODENHEIMER, F. S. (1958): Is the animal community a dynamic or a descriptive (statistic) conception? In: BODENHEIMER, F. S. (ed.): *Animal ecology to-day*. Junk, De Hague, pp. 164–201.
- BORHIDI, A. (2003): *Magyarország növénytársulásai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 569 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1921): Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* 305–351.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1951): *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer-Verlag, Wien, 631 pp.
- BRUNDIN, L. (1934): *Die Coleopteren des Torneträskgebietes. Ein Beitrag zur Ökologie und Geschichte der Käferwelt in Schwedisch-Lappland*. Dissertation, Lund University, Lund, Sweden, 436 pp.
- CHASE, J. M. & LEIBOLD, M. A. (2003): *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago–London, 221 pp.
- CLEMENTS, F. E. (1905): *Research methods in ecology*. University Publishing Company, 334 pp.
- CLEMENTS, F. E. (1916): *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Publication No. 242. Carnegie Institution of Washington, 652 pp.
- CLEMENTS, F. E. & SHELFORD, V. E. (1939): *Bio-ecology*. John Wiley, New York, USA, 425 pp.
- COHEN, J. E. (1978): *Food webs and niche space*. Princeton University Press, Princeton, 189 pp.
- COHEN, J. E., SCHOENLY, K., HEONG, K. L., JUSTO, H., ARIDA, G., BARRION, A. T. & LITSINGER, J. A. (1994): A food web approach to evaluating the effect of insecticide spraying on insect pest population dynamics in a Philippine irrigated rice ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 31: 747–763. <http://dx.doi.org/10.2307/2404165>
- COLE, L. C. (1946): A study of the cryptozoa of an Illinois woodland. *Ecological Monographs* 16: 49–86. <http://dx.doi.org/10.2307/1943574>
- COWLES, H. C. (1909): The trend of ecological philosophy. *The American Naturalist* 43: 356–368. <http://dx.doi.org/10.1086/279066>
- DRUDE, O. (1890): *Handbuch der Pflanzengeographie*. J. Engelhorn Verlag, Stuttgart, 582 pp.
- DU RIETZ, G. E. (1921): *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*. Akademische Abhandlung, Upsala. 272 pp.

- DU RIETZ, G. E. (1936): Classification and nomenclature of vegetation units 1930–1935. *Svensk Botanisk Tidskrift* 30: 580–589.
- DUDICH, E. (1939): „Élettér”, élőhely, életközösség. *Természettudományi Közlöny*, Pótfüzetek 71: 49–64.
- DUDICH, E., BALOGH, J. & LOKSA, I. (1952): Erdőtälajok izeltlábúinak produkciósbiológiai vizsgálata. *MTA IV. Osztályának Közleményei* 3: 505–523.
- ELTON, C. (1927): *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London, England, 207 pp.
- ELTON, C. (1930): *Animal ecology and evolution*. Clarendon Press, Oxford, 96 pp.
- FAGER, E. W. (1957): Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology* 38: 586–595. <http://dx.doi.org/10.2307/1943124>
- FARKAS, T. (1953): Madárfaunisztikai és coenológiai vizsgálatok a solymári tónál – Bird-faunistical and coenological researches at the lake of Solymár. *Aquila* 55–58: 133–158.
- FAUTH, J. E., BERNARDO, J., CAMARA, M., RESETARITS, W. J., VAN BUSKIRK, J. & MCCOLLUM, S. A. (1996): Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147: 282–286. <http://dx.doi.org/10.1086/285850>
- FEKETE, G. (1980): Die Vegetationskartierung in Ungarn. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 15: 193–196.
- FEKETE, G. (1985): A teresztis vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság. In: FEKETE, G. (szerk.): *A cönológiai szukcesszió kérdései*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 31–63.
- FEKETE, G. (1995): Fitocönológia és vegetációtan: hazai aspektusok. *Botanikai Közlemények* 82: 107–127.
- FORBES, S. A. (1887): The lake as a microcosm. *Bulletin of the Science Association of Peoria, Illinois* 77–87.
- FRIEDERICH, K. (1930): *Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie*. Vol. 1, 2. Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Berlin, 463 pp.
- GALLÉ, L. (1998): Ekvilíbrio és nem-ekvilíbrio koegzisztencia életközösségekben. In: FEKETE, G. (szerk.): *A közösségi ökológia frontvonalai*. Scientia, Budapest, pp. 11–33.
- GALLÉ, L. (2013): *A szupraindividuális biológia alapjai: populációk és közösségek ökológiája*. JATE Press, Szeged, 403 pp.
- GAUCH, H. G. (1982): *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, 298 pp.
- GELEI, J. & SZABADOS, M. (1952): Tápláléklánc az esővíz-pocsolya plankton-biocoenosisában. *A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztályának Közleményei* 1: 41–49.
- GERE, G. (1957): Productive biologic grouping of organisms and their role in ecological communities. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae, Sectio Biologica* 1: 61–69.
- GISIN, H. (1943): Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet. *Revue suisse de Zoologie* 50: 131–224.
- GLEASON, H. A. (1917): The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43: 463–481. <http://dx.doi.org/10.2307/2479596>
- GLEASON, H. A. (1926): The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7–26. <http://dx.doi.org/10.2307/2479933>
- GLEN, H. (1954): Factors that affect insect abundance. *Journal of Economic Entomology* 47: 398–405. <http://dx.doi.org/10.1093/jee/47.3.398>

- GOZMÁNY, L. (1954): The examination of Microlepidoptera coenoses mining on trees. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 1(1–2): 53–67.
- GOZMÁNY, L. (1956): The Microlepidoptera coenoses of the Kisbalaton. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 2(1–3): 149–180.
- GRAHAM, M. H. & DAYTON, P. K. (2002): On the evolution of ecological ideas: paradigms and scientific progress. *Ecology* 83: 1481–1489. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1481:OTEOEI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1481:OTEOEI]2.0.CO;2)
- GRINNELL, J. (1917): The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34: 427–433. <http://dx.doi.org/10.2307/4072271>
- HARDY, A. C. (1924): *The herring in relation to its animate environment*. Part 1. Ministry of Agriculture and Fisheries, London. Ser. II. 7: 1–53.
- HOWARD, L. O. & FISKE, W. F. (1911): *The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth: a report of progress, with some consideration of previous and concurrent efforts of this kind*. US Department of Agriculture, Bureau of Entomology Bulletin No. 91, 344 pp.
- INGS, T. C., MONTOYA, J. M., BASCOMPTE, J., BLÜTHGEN, N., BROWN, L., DORMANN, C. F., EDWARDS, F., FIGUEROA, D., JACOB, U., JONES, J. I., LAURIDSEN, R. B., LEDGER, M. E., LEWIS, H. M., OLESEN, J. M., VEEN, F. J. F., WARREN, P. H. & WOODWARD, G. (2009): Ecological networks-beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78: 253–269. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>
- JAKUCS, P. (1981): Magyarország legfontosabb növénytársulásai. In: HORTOBÁGYI, T. & SIMON, T. (szerk.): *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. Tankönyvkiadó, Budapest, pp. 225–263.
- JAX, K. (2006): Ecological units: definitions and application. *The Quarterly Review of Biology* 81: 237–258. <http://dx.doi.org/10.1086/506237>
- JAX, K. (2011): History of Ecology. In: *Encyclopedia of life sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, 1–9. <http://dx.doi.org/10.1002/9780470015902.a0003084.pub2>
- JERMY, T. (1955): Zönologie und angewandte Entomologie. Kongressberichte, Pflanzenschutz-Kongress, Berlin 11–16 Juli 1955, pp. 39–46.
- JERMY, T. (1956): Növényvédelmi problémák megoldásának cönológiai alapjai. *Állattani Közlemények* 45: 79–88.
- JERMY, T. (1957): A biocönózisok egyensúlyának kérdéséhez. *Állattani Közlemények* 46: 91–98.
- JERMY, T. & SZELÉNYI, G. (1958): Az őszibúza állattársulásai. *Állattani Közlemények* 46: 229–241.
- JUHÁSZ-NAGY, P. (1986): *Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 251 pp.
- KAPLAN, I. & DENNO, R. F. (2007): Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10: 977–994. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>
- KARZINKIN, G. S. (1926–1927): Popytka prakticheskogo razresheniya ponyatiya biotsenoz. *Russki Zoologicheskii Zhurnal* 6: 97–133 és 7: 3–33, 34–76.
- KOVÁCS, L. & GOZÁNY, L. (1954): Állattársulások vizsgálata, különös tekintettel a lepkékre. *Folia entomologica hungarica* 7: 81–91.
- LAWTON, J. H. (1999): Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177–192.
- LOKSA, I. (1956a). Die zöologische Untersuchung von Kollembolen in einer ungarischen Querceto-Potentilletum albae Assoziation. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 2: 199–243.

- LOKSA, I. (1956b): Zönologische Untersuchungen von Kollembolen im Bükkgebirge. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 2: 379–419.
- LOKSA, I. (1966): *Die bodenzoozöologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 437 pp.
- LOTKA, A. J. (1925): *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 460 pp.
- MAGURRAN, A. E. (2004): *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, 215 pp.
- MARKÓ, V. (2015): Utazás a közösségi ökológia forrásvidékére. In: SZELÉNYI, G. (2015): *Az agozooecológia alapvonalai*. Dr. SZELÉNYI GUSZTÁV Emlékalapítvány, Budapest, pp. 235–267.
- MAUCHA, R. (1953): A vizek produkciós-biológiája és a halászat. *A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztályának Közleményei* 4: 393–432.
- MCINTOSH, R. P. (1986): *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, Cambridge, 383 pp.
- MEMMOTT, J., MARTINEZ, N. D. & COHEN, J. E. (2000): Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *Journal of Animal Ecology* 69: 1–15. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00367.x>
- MORIN, P. J. (2009): *Community Ecology*. John Wiley & Sons, Chichester, 407 pp.
- MÖBIUS, K. A. (1877): *Die Auster und die Austernwirthschaft*. Verlag von Wiegandt, Hempel & Parey, Berlin, 136 pp.
- MÜLLER, C. B., ADRIAANSE, I. C. T., BELSHAW, R. & GODFRAY, H. C. J. (1999): The structure of an aphid–parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 68: 346–370. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00288.x>
- NAGY, B. (1944): A Hortobágy sáska- és szöcskevilága I. A puszta Saltatoria-faunájának szociológiai, ökológiai, faunisztikai és állatföldrajzi vázlata, különös tekintettel a növényzeti viszonyokra. *Acta Scientiarum Mathematicarum et Naturalium*, Kolozsvár, 61 pp.
- NAGY, B. (1950): Quantitative and qualitative investigation of the Saltatoria of the Tihany Peninsula. *Annales Instituti Biologiae Pervestigandae Hungarici*, Tihany, 19: 95–121.
- NICHOLSON, A. J. & BAILEY, V. A. (1935): The balance of animal populations. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* 105: 551–598.
- NICOLSON, M. & MCINTOSH, R. P. (2002): H. A. GLEASON and the individualistic hypothesis revisited. *Bulletin of the Ecological Society of America* 83: 133–142. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.1935.tb01680.x>
- NYHART, L. K. (2009): *Modern nature: The rise of the biological perspective in Germany*. University of Chicago Press, Chicago, 423 pp.
- PALMGREN, P. (1928): Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. *Acta Zoologica Fennica* 6: 1–51.
- PETERSEN, C. G. J. (1918): The sea bottom and its production of fish-food. *Report of the Danish Biological Station* 25: 1–62.
- PEUS, F. (1954): Auflösung der Begriffe „Biotop“ und „Biosphäre“. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 1: 271–308. <http://dx.doi.org/10.1002/mmnd.19540010312>
- PICKETT, S. T., KOLASA, J. & JONES, C. G. (2010): *Ecological understanding: the nature of theory and the theory of nature*. Academic Press, New York, 248 pp.
- PIERCE, W. D., CUSHMAN, R. A. & HOOD, C. E. (1912): The insect enemies of the cotton boll weevil. *United States Department of Agriculture, Bureau of Entomology Bulletin* 100: 1–99. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.64941>

- PIMM, S. L. (1982): *Food webs. Population and community biology series*. Chapman and Hall, London, 220 pp.
- PIMM, S. L. (1984): The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321–326. <http://dx.doi.org/10.1038/307321a0>
- QUÉZEL, P. & VERDIER, P. (1953): Les methodes de la phytosociologie sont-elles applicables a l'étude des groupements animaux? Quelques associations ripicoles de carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements vegetaux correspondants. *Plant Ecology* 4: 165–181. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00297017>
- PODANI, J. (1997): *Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeldtárás rejtelmeibe*. Scientia Kiadó, Budapest, 412 pp.
- RABELER, W. (1952): Die Tiergesellschaft der hannoverschen Talfettwiesen (*Arrhenateretum elatioris*). *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft Stolzenau / Weser* (N. F.) 3: 130–140.
- RAPÁCS, R. (1925): *A növények társadalma. Bevezetés a növényöszociológiába*. Athenaeum Kiadó, Budapest, 303 pp.
- RENKONEN, O. (1949): Discussion on the ways of insect synecology. *Oikos* 1: 122–126. <http://dx.doi.org/10.2307/3565043>
- ROOT, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317–350. <http://dx.doi.org/10.2307/1942327>
- ROTT, A., MÜLLER, C. B. & GODFRAY, H. C. J. (1998): Indirect population interaction between two aphid species. *Ecology Letters* 1: 99–103. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.1998.00027.x>
- ROUGHGARDEN, J. (2009): Is there a general theory of community ecology? *Biology and Philosophy* 24: 521–529.
- SÁRINGER, GY. (2008): A NAGY BARNABÁS-féle (1957) ökológiai és a STERN és munkatársai-féle (1959) integrált növényvédelmi módszer összehasonlítása. *Növényvédelem* 44: 3–18.
- SCHOENER, T. W. (1986): Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism. *American Zoologist* 26: 81–106. <http://dx.doi.org/10.1093/icb/26.1.81>
- SCHWENKE, W. (1953): Biozönotik und angewandte Entomologie. *Beiträge zur Entomologie* 3: 86–162.
- SEMPER, C. (1881): *Animal life as affected by the natural conditions of existence*. D. Appleton, New York, 472 pp.
- SHELFORD, V. E. (1913): *Animal communities in temperate America: as illustrated in the Chicago region*. Bulletin of the Geographical Society of Chicago. Reprint: Arno Press, New York, 1977, 368 pp.
- SHIPLEY, B. & KEDDY, P. A. (1987): The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. *Vegetatio* 69: 47–55. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00038686>
- SOLOMON, M. E. (1949): The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology* 18: 1–35. <http://dx.doi.org/10.2307/1578>
- SPALDING, V. M. (1903): The rise and progress of ecology. *Science* 17: 201–210. <http://dx.doi.org/10.1126/science.17.423.201>
- STEPHEN, A. C. (1933): Studies on the Scottish marine fauna: the natural faunistic divisions of the North Sea as shown by the quantitative distribution of the molluscs. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 57: 601–616. <http://dx.doi.org/10.1017/S0080456800016860>
- STRONG JR., D. R. (1984): Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects. In STRONG JR., D. R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. G. & THISTLE, A. B. (eds.): *Community ecology: Conceptual*

- issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, pp. 28–41. <http://dx.doi.org/10.1515/9781400857081.28>
- SZELÉNYI, G. (1955a): A növényvédelem biocönológiai útjain. *A Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományi Osztályának Közleményei* 8: 27–33.
- SZELÉNYI, G. (1955b): Versuch einer Kategorisierung der Zoozönosen. *Beiträge zur Entomologie* 5: 18–35.
- SZELÉNYI, G. (1956): Zoocönózis vagy koexistencia? *Állattani Közlemények* 45: 133–142.
- SZELÉNYI, G. (1957): Állattársulási kategóriák. *Állattani Közlemények* 46: 125–138.
- SZELÉNYI, G. (1982): Szinökológia. In: BALÁS G. & SÁRINGER, GY.: *Kertészeti kártevők*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 164–184.
- SZELÉNYI, G. (2015): *Az agozoocönológia alapvonalai*. Dr. SZELÉNYI GUSZTÁV Emlékalapítvány, Budapest, 287 pp.
- TANSLEY, A. G. (1935): The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284–307. <http://dx.doi.org/10.2307/1930070>
- TISCHLER, W. (1949): *Grundzüge der terrestrischen Tierökologie*. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 220 pp. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-663-02549-8>
- TRASS, H. H. & MALMER, N. (1978): North European approaches to classification. In: WHITTAKER R. H. (ed.): *Classification of plant communities*. Handbook of vegetation science 5, Dr W. Junk bv Publishers, The Hague, the Netherlands, pp. 201–246. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_7
- UETZ, G. W. & UNZICKER, J. D. (1975): Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. *Journal of Arachnology* 3: 101–111.
- VERBOEF, H. A. & MORIN, P. J. (eds.) (2010): *Community ecology: process, models and applications*. Oxford University Press, Oxford, 251 pp.
- WARMING, E. 1895): *Plantefamfund: Grundtræk af den økologiske Planetegeografi*. Philipsen, Copenhagen, 335 pp.
- WEIS-FOGH T. (1948): Ecological investigations on mites and collembolids in the soil. *Natura Jutlandica* 1: 135–270.
- WESTHOFF, V. & VAN DER MAAREL, E. (1978): The BRAUN-BLANQUET approach. In: WHITTAKER, R. H. (ed.) (1978): *Classification of plant communities*. Dr. W. Junk bv. Publishers, The Hague, The Netherlands, pp. 287–399. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_9
- WHITTAKER, R. H. (1952): A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 22: 1–44. <http://dx.doi.org/10.2307/1948527>
- WHITTAKER, R. H. (1962): Classification of natural communities. *The Botanical Review* 28: 1–239. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02860872>
- WHITTAKER, R. H. (ed.) (1978): *Classification of plant communities*. Dr. W. Junk bv. Publishers, The Hague, The Netherlands, 408 pp. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5>
- WIEGLEB, G. (2011): A few theses regarding the inner structure of ecology. In: SCHWARZ, A. & JAX, K. (eds): *Ecology Revisited. Reflecting on Concepts, Advancing Science*. Springer Netherlands, pp. 97–115. http://dx.doi.org/10.1007/978-90-481-9744-6_7
- WORSTER, D. (1994): *Nature's economy: a history of ecological ideas*. Cambridge University Press, Cambridge, 505 pp.
- ZÓLYOMI, B. (1989): Magyarország természetes növénytakarója. In: PÉCSI, M. (szerk.): *Nemzeti Atlasz*. Kartográfiai Vállalat, Budapest, 89 pp.

**Journey to the sources of community ecology –
GUSZTÁV SZELÉNYI’s agrozoocenology
and the BALOGH–SZELÉNYI debate**

VIKTOR MARKÓ

Department of Entomology, Corvinus University of Budapest,
Ménesi út 44, H-1118 Budapest, Hungary, E-mail: *viktor.marko@uni-corvinus.hu*

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2015) **100**(1–2): 29–53.

Abstrat. In this paper, I provide a brief review on the concepts and debates in animal community ecology (zoocenology) in Hungary in the 1950s. I show how the early theories in vegetation science, phytocenology and animal community ecology led to the development of two distinctly different concepts of animal communities. JÁNOS BALOGH’s syntaxonomic approach was based on the principles and methods of the Scandinavian school of phytocenology, while GUSZTÁV SZELÉNYI developed his verbal model incorporating the trophic specialisation of animals into CHARLES ELTON’s concept of the food web. The main controversy between the two approaches based on the question whether animal communities ought to be explained primarily by reference to their composition (determined by biotic and abiotic factors) or functional structure (determined by biotic interactions). I argue that the two approaches in their general form are not mutually exclusive and both were widely used later in the analysis of animal communities.

Keywords: GUSZTÁV SZELÉNYI, JÁNOS BALOGH, zoocenology, synmorphology, history of community ecology